

Ypthima pandocus MOORE, 1857 :
Präimaginale Merkmale
und ihre phylogenetische Bedeutung
(Satyrinae, Ypthimini) ⁽¹⁾

Peter H. ROOS

Alte Poststr. 83, D-4322 Sprockhövel 1, FRG.

Summary

The immature stages of *Ypthima pandocus* are described with regard to systematically and phylogenetically relevant characters. Two apomorphies are detected by comparative morphological analysis : (a) The thoracic dorsal line of the last instar larva is densely covered with trichomes, (b) dorsal transverse ridges are found on the abdominal segments 4, 5 and 6 of the chrysalis. The pupal wing tracheation of *Y. pandocus* is similar if not identical to that of other genera of the Satyrinae (sensu MILLER). Regarding the genus *Proterebia* a number of differentiating characters are present in the larval and pupal stages. The larval reaction pattern on disturbance resembles that of some Maniolini species and is not shared by species of *Erebia* and *Proterebia*.

Einleitung

Die Arten der Gattungen *Erebia*, *Callerebia*, *Paralasa*, *Proterebia*, *Boeberia* und *Argestina* ähneln sich grob betrachtet im äußeren Erscheinungsbild und wurden deshalb früher als phylogenetisch nah miteinander verwandt betrachtet. So führen CHAPMAN (1898) und ELWES (1889, 1898) Arten der verschiedenen Gattungen noch unter *Erebia*, melden aber schon Zweifel an der systematischen Zuordnung an. In SEITZ (1909) schließt *Erebia* die heute anerkannten Gattungen *Paralasa* und *Boeberia* ein. *Callerebia* und ihr „Bindeglied“ zu *Erebia* – nämlich *Argestina* – werden aber schon separat geführt, aber noch in die Verwandtschaftsgruppe der *Erebia* gestellt. Endlich vollzieht MILLER (1968) aufgrund detaillierter imaginal-morphologischer Analysen eine völlige Abtrennung der *Erebia* von den Gattungen *Callerebia*, *Paralasa*, *Boeberia* etc. und stellt letztere zusammen mit der Gattung *Ypthima* als Tribus Ypthimini den Erebiini gegenüber. Er führt einige Gemeinsamkeiten

⁽¹⁾ Veröffentlichung aus dem Institut zur Erforschung und Erhaltung der Schmetterlinge.

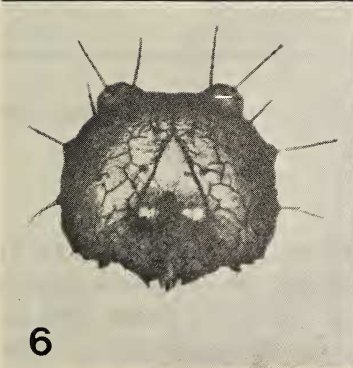
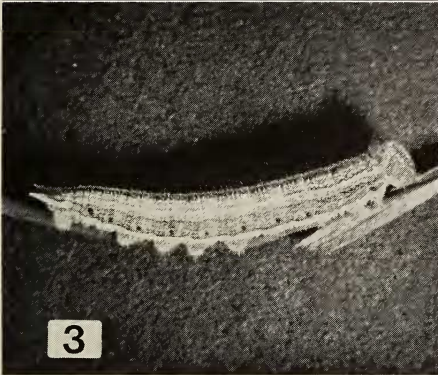
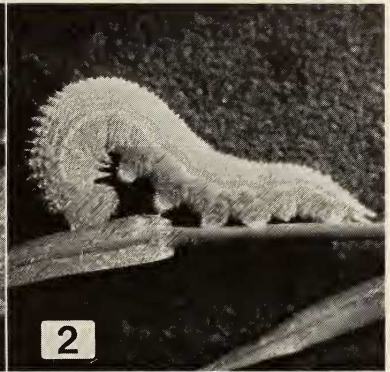
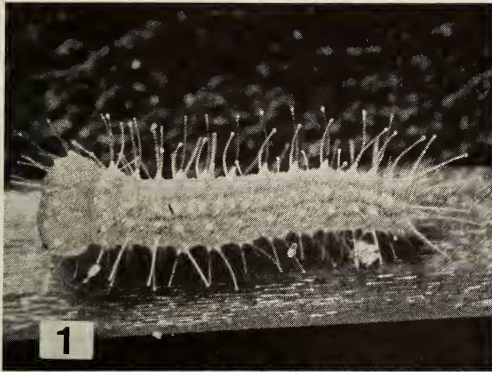


Abb. 1. L1-Stadium von *Y. pandocus*.

Abb. 2. L3-Stadium von *Y. pandocus* in Schreckstellung.

Abb. 3. L5-Stadium von *Y. pandocus*, Phänotyp b.

Abb. 4. Puppe von *Y. pandocus*, Phänotyp 1.

Abb. 5. Puppe von *Y. pandocus*, Phänotyp 4.

Abb. 6. L1-Kopfkapsel (Durchlicht), Abmessungen siehe Tab. 2.

Abb. 7. Dorsale Ansicht der Thorakalsegmente des L5-Stadiums von *Y. pandocus*. Auf der Rückenlinie befinden sich Trichome in hoher Dichte (Pfeile).

zwischen der *Callerebia*-Serie der Ypthimini und der Gattung *Erebia* an, läßt diese Tatsache aber ohne phylogenetische Bewertung. Um Klarheit in die Beziehungen zwischen beiden genannten Tribus zu bringen und auch um die systematische Stellung der Gattung *Protorebia* ROOS & ARNSCHIED weiter zu analysieren wurde mit der Untersuchung präimaginaler Merkmale der Ypthimini begonnen. In dieser ersten hierzu vorliegenden Arbeit sollen die Entwicklungsstadien von *Ypthima pandocus* MOORE vorgestellt und ihre Merkmale vergleichend analysiert werden.

Material, Methodik und Zuchtverlauf

Funddaten der zur Eiablage benötigten ♀♀: 3.8.1984, Umg. Bayur, Maninjau-See, Sumatera-Barat, Indonesien, P. H. ROOS leg. Es wurden von 1 ♀ nur 9 Eier erhalten, die den Flug nach Deutschland im Handgepäck relativ gut überstanden haben. Insgesamt schlüpfen hieraus nämlich 7 Raupen. Tabelle 1 gibt Auskunft über die Entwicklung :

Tabelle 1

	Datum	Tage	Diff.
Eiablage	3.-7.8.1984	0	
Schlüpfen der Raupen	12.-17.8.1984	9	9
Häutung zum L2	ab 22.8.1984	19	10
Häutung zum L3	ab 28.8.1984	25	6
Häutung zum L4	ab 3.9.1984	31	6
Häutung zum L5	ab 15.9.1984	45	14
Verpuppung	ab 3.10.1984	63	18
Schlüpfen der Imagines	ab 19.10.1984	79	16

Die Zucht erfolgte in Plastikdosen. Als Futter diente geschnittenes Gras verschiedener Arten.

Beschreibung der Präimaginalstadien

Ei: Höhe $0,88 \pm 0,04$ mm, größter Durchmesser $0,92 \pm 0,01$ mm ($n = 5$). Die grasgrünen Eier werden von den ♀♀ angeheftet. Die Oberflächenstruktur entspricht in etwa dem *Pararge*-Typ (Roos, 1977). Es lassen sich also vertikal drei Zonen voneinander abgrenzen : Die obere und untere werden von einem polygonalen Netzwerk gebildet, das zum großen Teil aus fast regelmäßigen Sechsecken besteht. Ca. 40 leichte Längswölbungen mit feiner Querrippung charakterisieren die mittlere Zone (Abb. 8).

Larvalstadien: Einige Merkmale zur Differenzierung der verschiedenen Larvalstadien sind in Tab. 2 vergleichend gegenübergestellt. Abb. 9 zeigt das larvale Zeichnungsmuster der einzelnen Stadien.

Tabelle 2

Merkmale der verschiedenen Larvalstadien von *Y. pandocus*.

Raupenlänge : Angegeben ist jeweils die Länge der frisch gehäuteten bzw. geschlüpften Raupe, im L5 zusätzlich die Länge der erwachsenen Raupe. Analspitzen : Länge in mm. Kopfdurchmesser : Die Bestimmung erfolgte unter dem Stereomikroskop mit Hilfe eines geeichten Okularmikrometers. Es wurden jeweils 4 abgeworfene Kopfkapseln ausgemessen und daraus Mittelwert und Standardabweichung berechnet. Kopfhörner, Kopfborsten : Jeweils Länge in μm

	L1	L2	L3	L4	L5
Raupenlänge (mm)	2,3	4,7	7	10	14-20
Analspitzen (mm)	—	0,26	0,5	0,65	0,75
Kopf- ϕ (mm)	$0,62 \pm 0,01$	$0,83 \pm 0,05$	$1,17 \pm 0,07$	$1,61 \pm 0,15$	$2,42 \pm 0,09$
Kopfhörner (μm)	75	125	200	230	300
Kopfborsten (μm)	250	180	150	200	250

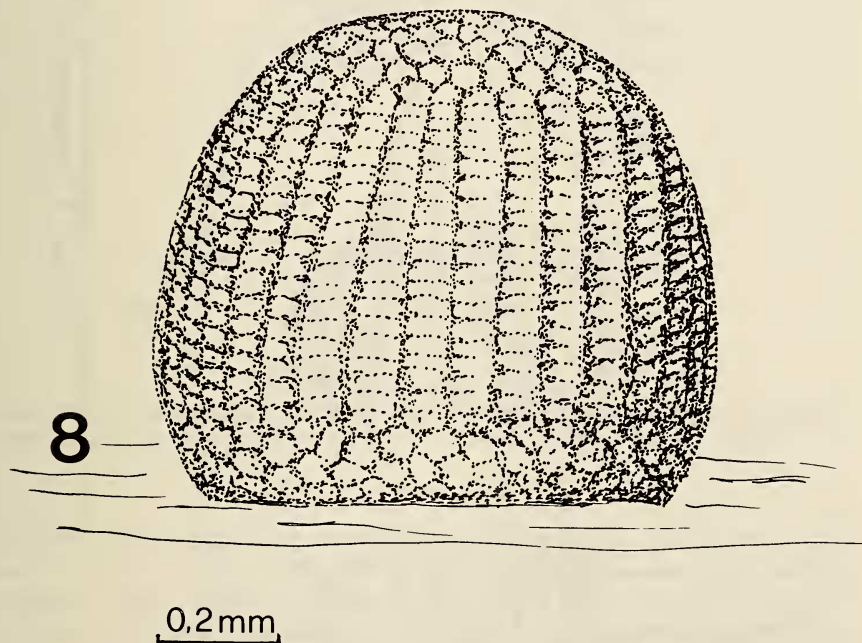


Abb. 8. Ei von *Y. pandocus* (lateral).

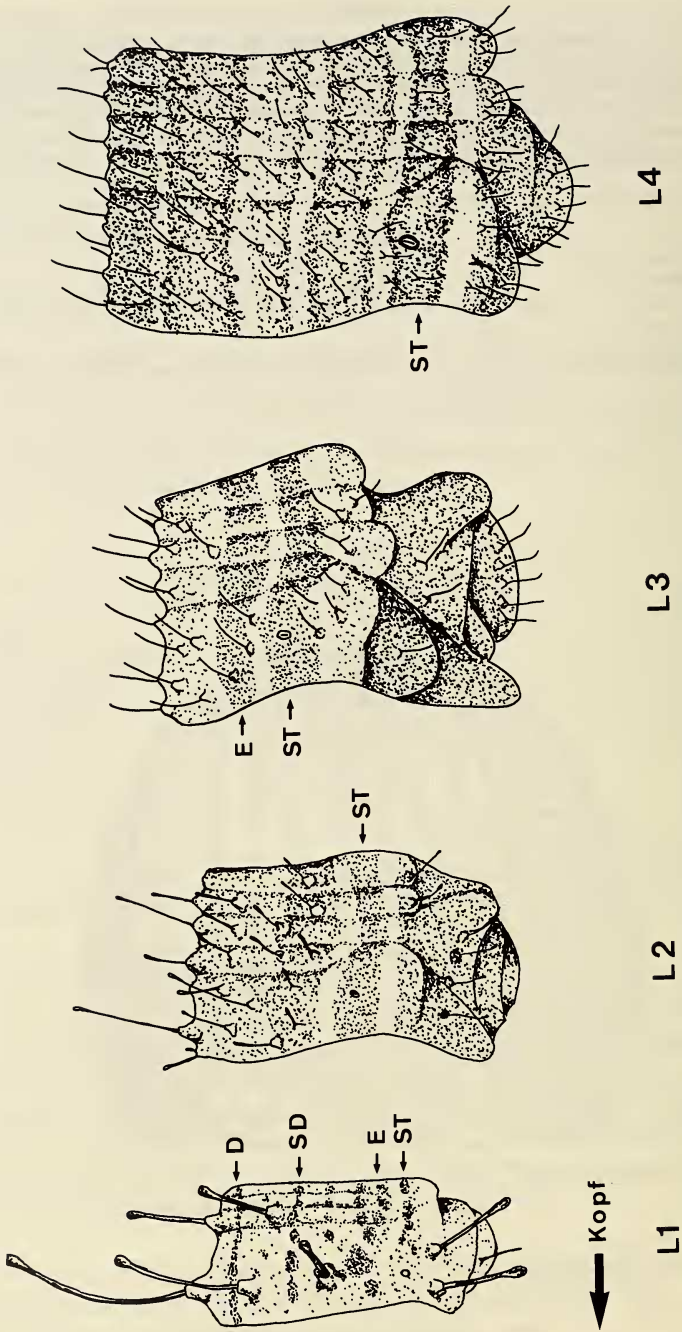


Abb. 9. Zeichnung des 3. Abdominalsegments der Larvalstadien L1 bis L4 von *Y. pandocus* (lateral).
 D : Dorsale ; E : Epistigmatale ; SD : Subdorsale ; ST : Stigmatale.

L1: Frisch geschlüpft besitzt die Raupe eine beige Grundfarbe und hellbraune Zeichnungen. Dorsale, Subdorsale, Epistigmatale und Stigmatale sind nur undeutlich voneinander abgegrenzt. Sie werden aus hellbraunen Flecken gebildet, die im caudalen Teil jedes Segments die eigentlichen Zeichnungsmuster-Grenzen überschreiten und so die jeweils im apikalen Teil erkennbare Längsstreifen-Zeichnung verwischen. Nach Futteraufnahme wechselt die Farbe der Raupe nach grün.

Der Raupenkörper ist mit bis zu 0,4 mm langen, farblosen Borsten besetzt, die nahezu senkrecht von der Oberfläche abstehen. Die Länge homologer Borsten ändert sich vom ersten bis zum letzten Segment kaum. Charakterisiert sind die Borsten durch ihre rauhe Oberfläche und das keulenförmig verdickte Ende (Abb. 10). Ebenso gestaltete Borsten finden sich auf der beigebraunen Kopfkapsel, die oberseits auf jeder Hemisphäre ein kurzes Kopfhorn trägt (Abb. 6). Die Oberfläche der Kopfkapsel ist mit einem unregelmäßig polygonalem Netzwerk schwach erhabener Chitinleisten überzogen.

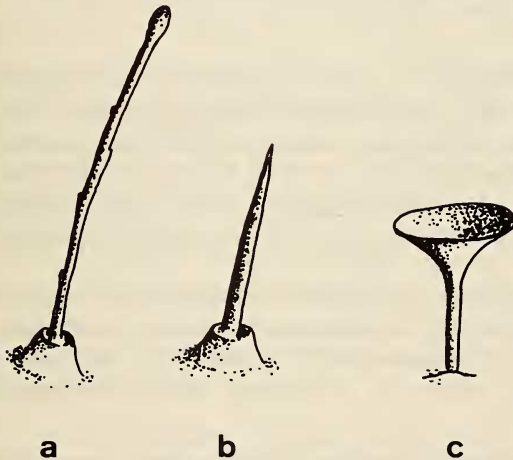


Abb. 10. Borstenformen der Larvalstadien und der Puppe von *Y. pandocus*. a : L1, Körper, Länge ca. 400 μm . b : L5, Körper, Länge ca. 250 μm . c : Puppe, Länge ca. 40 μm .

L2: Der grüne Körper zeigt weißlich grüne Längslinien. Nur schwach hebt sich die dunkler grüne Rückenlinie ab. Am auffälligsten ist die weiße, wulstig erhabene Zone unterhalb der Stigmatalen. Zu den bis zu 300 μm langen Primärborsten kommt eine große Anzahl deutlich kürzerer Sekundärborsten hinzu. Oberhalb der Stigmatalen sind sie dunkel mit farbloser Spitze, unterhalb vollkommen unpigmentiert. Die Stigmen sind farblich kaum

abgehoben. Die jetzt schon deutlichen Analspitzen zeigen eine schwache Rosafärbung.

Die Farbe der Kopfkapsel hat sich in diesem Stadium nach grün verändert. Hiervon heben sich die dunkelbraunen Mandibeln und die weißen Borstenwarzen ab. Farblich unterschiedlich ausgeprägt sind die einzelnen Stemmata, nämlich grün bzw. schwarz (Abb. 11).

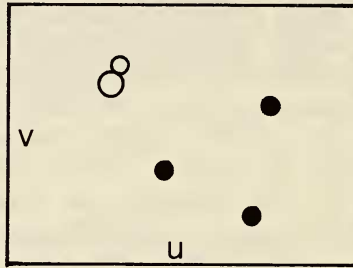


Abb. 11. Anordnung und farbliche Ausprägung der Stemmata in L2. Offene Kreise : grüne Stemmata. Gefüllte Kreise : schwarze Stemmata. v = vorne, u = unten.

L3/L4: Gegenüber dem L2 treten nur geringe Zeichnungsänderungen auf. Festzustellen ist, daß die einzelnen Zeichnungselemente über L3 nach L4 deutlicher, besser abgegrenzt erscheinen. Die Längendifferenz zwischen Primär- und Sekundärborsten ist nicht mehr so deutlich wie in L2. Zur Unterscheidung der Stadien eignet sich der Kopfkapseldurchmesser am besten (Tab. 2), ein Merkmal mit äußerst geringer Variabilität.

L5: Ein besonderes morphologisches Merkmal stellt ein dorsales Borstenfeld dar, das sich auf den Thorakalsegmenten über den Bereich der Rückenlinie erstreckt. Hier befinden sich in hoher Dichte farblose, spitz endende Trichome. Die funktionelle Bedeutung dieser Struktur ist unbekannt (Abb. 7).

Das Prothorakalstigma ist in einer Hautfalte halb versenkt (Abb. 12). Die spitz endenden Körperborsten (Abb. 10) erreichen eine Länge von ca. 250 μm .

Im Gegensatz zur Einheitlichkeit im Färbungsmuster der Stadien L2 bis L4 finden wir im L5-Stadium insgesamt 3 verschieden gefärbte Phänotypen (a-c):

Phänotyp a: Er entspricht der Entwicklungsreihe der 3 vorhergehenden Stadien mit grüner Körpergrundfarbe und grünem zeichnungslosen Kopf.

Phänotyp b: Der beigefarbene Körper besitzt braune Längsstreifen, die in Flecke aufgelöst sind. Diese wiederum bestehen aus zahlreichen kleinen



Kopf →

Abb. 12. Thorakalstigma des L5-Stadiums von *Y. pandocus*.

Punkten. Die einzelnen Längsstreifen sind wie folgt charakterisiert : Dorsale : Breit, dunkelbraun, jeweils im caudalen Abschnitt eines jeden Segments dunkler gefärbt. Subdorsale : Hellbraun, nur schwach gezeichnet. Epistigmatale (E) und Stigmatale (ST) jeweils breit, nur undeutlich voneinander abgegrenzt. E dorsal und ST ventral dunkler braun. Zwischen der Stigmatalen und der braunen Basalen ein wulstiger weißer Streifen. Der caudale Teil eines jeden Segments ist zwischen Dorsaler und Epistigmataler durch einen hellbraunen Farbton vom vorderen beigen Teil abgehoben. Die Stigmen sind breit braunschwarz umrandet (ϕ ca. 250 μ m). Wie in den vorhergehenden Stadien sind die Analspitzen rötlich. Oberhalb der Stigmatalen sind die Borsten braun, unterhalb hellbraun pigmentiert. Im Gegensatz zu Phänotyp a und den vorhergehenden Stadien weist die grüne Kopfkapsel dunkelbraune Zeichnungen auf (Abb. 13). Oberhalb der Stemmata befinden sich braun pigmentierte, unterhalb farblose Borsten.

Phänotyp c : Von der hellbeigen Körpergrundfarbe heben sich feine, hellbraune Längslinien ab. Die dunkel beige gefärbte Dorsale ist seitlich hellbraun eingefasst. Subdorsale, Epistigmatale und Stigmatale sind ähnlich strukturiert wie die Dorsale. Die wulstige Zone zwischen Stigmataler und Basaler hebt sich wie bei den anderen Phänotypen deutlich durch die weiße Färbung ab. Die beige Kopfkapsel zeigt nur schwach angedeutete, etwas dunklere Zeichnungen.

Puppe: Länge 12,5-13 mm. Stürzpuppe mit voll ausgebildeten Kremasterhäkchen (Abb. 14). Die Form der Puppe weist große Ähnlichkeiten mit Puppen der Gattung *Lasiommata* auf (Roos, 1978, 1979). Ein besonderes Merkmal bilden die dorsal auf den Abdominalsegmenten 4, 5 und 6

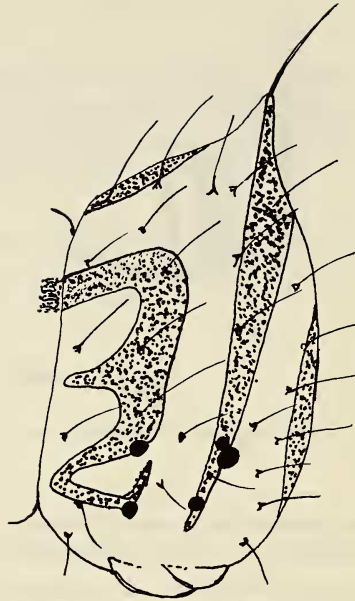


Abb. 13. Kopfkapselzeichnung im L5-Stadium von *Y. pandocus* (lateral).

querverlaufenden Grate. Caudal reicht die Rüsselscheide bis zum Ende der Flügelscheiden; die Fühlerscheiden sind etwas kürzer. Pfifferlingförmige Trichome (Abb. 10) von ca. 40 μm Länge befinden sich auf den Abdominalsegmenten. Sie sind dort ventral auch zu größeren Gruppen zusammengefaßt, ebenso auch dorsal von den Augenscheiden.

Bei der frisch gehäuteten bis zu 24 h alten Puppe sind die durchscheinenden Puppenflügeltracheen noch gut zu erkennen. Ihr Verlauf ist nicht mit den imaginalen Flügeladern identisch (YATA, 1981). Die Tracheen des Vorderflügels sind in Abb. 15 dargestellt.

Farblich lassen sich verschiedene Puppen-Phänotypen unterscheiden. Festgestellt wurden Puppen mit grüner, beiger und graubrauner Grundfarbe, die wie folgt aus den verschiedenen Raupentypen hervorgegangen sind (Tab. 3) :

Tabelle 3

Raupen-Phänotyp	Puppen-Phänotyp
(a) Körper grün/Kopf grün	(1) beige, teils grünlich (2) graubraun
(b) Körper braun/Kopf grün	(3) beige, teils bräunlich
(c) Körper beige/Kopf beige	(4) grün

Phänotyp 4 : Grundfarbe hellgrün, Zeichnungselemente braun. Die Flügelscheiden sind dorsal kantig abgegrenzt, wobei der ventrale Teil des Vorsprungs leuchtend weiß, der dorsale dagegen tiefbraun gezeichnet ist. Proximal geht der Vorsprung rechtwinklig in die dorsale, kantige Ausbuchtung des vierten Abdominalsegments über, die dementsprechend caudal eine weiße und apikal eine braune Färbung zeigt. Das gilt auch für die entsprechenden Strukturen des 5. und 6. Abdominalsegments. Auf den Segmenten finden sich wenige braune Punkte in symmetrischer Anordnung (Abb. 14). Die Flügelscheiden tragen verwaschene, braune Streifen und am Ende der Tracheen je einen dunkelbraunen, kleinen Fleck.

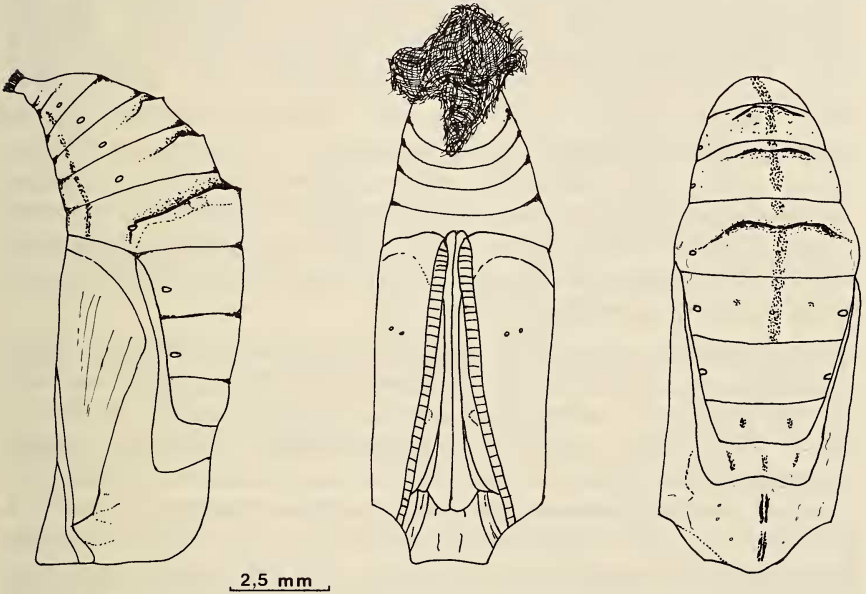


Abb. 14. Puppe von *Y. pandocus* (lateral, ventral, dorsal). Ventral : Kremaster mit anhaftendem Gespinst.

Phänotypen (1), (2) und (3) : Im wesentlichen treten die gleichen Zeichnungselemente auf wie beim Phänotyp 4, erscheinen aber wegen der beige (1, 3) bzw. graubraunen (2) Grundfarbe undeutlicher. Phänotyp (1) und (3) unterscheiden sich dadurch, daß die Abdominalsegmente dorsal einen grünlichen (1) oder bräunlichen (3) Farbton zeigen.

Verhalten der Raupen

Für die Häutungsphase suchten die Raupen jeweils einen abgelegenen Platz auf und legten ein gesponnenes Polster an, auf dem sie sich festsetzten. Die

abgestreifte Raupenhaut blieb in langgestreckter Form auf der Unterlage zurück. Bei Störung reagieren die Raupen entweder gar nicht oder sie krümmen den Vorderkörper und ziehen dabei den Kopf ein, ähnlich wie es die Arten der Maniolini tun (ROOS, unveröffentlicht). Abb. 2 zeigt die Schreckstellung einer *Y. pandocus*-Raupe.

Diskussion

Die bisher vorliegenden Daten über die Präimaginalstadien der Gattung *Ypthima* deuten auf eine noch geringere Differenzierung artlicher Merkmale hin wie sie für das äußere Erscheinungsbild der Imagines zutrifft. Weder aus Abbildungen noch aus Beschreibungen lassen sich artspezifische, präimaginale Charakteristika herauskristallisieren (vgl. GREEN, 1910 ; JOHNSTON & JOHNSTON, 1980 ; MARTIN, 1895 ; PIEPERS & SNELLEN, 1913 ; SEVASTOPULO, 1940 ; SHIROZU & HARA, 1974). Aus dieser Gleichförmigkeit hebt sich die rötlich gefärbte Kopfkapsel von *Ypthima asterope* (HÜBNER) ab (HESSELBARTH, 1983). Die individuelle, phänotypische Variabilität des letzten Larvalstadiums und der Puppe scheint bei den *Ypthima*-Arten weit verbreitet zu sein (GREEN, 1910 ; SEVASTOPULO, 1940). Für *Ypthima pandocus* erwähnen schon PIEPERS & SNELLEN (1913) einen Farbpolymorphismus der Raupe (lehm- oder ziegelfarben oder grün).

Als Apomorphie sind die quer gekielten Abdominalsegmente der Puppe einzustufen, wie sie innerhalb der Satyrinae (sensu MILLER, 1968) nur noch bei den Hypocystini auftreten (= Synapomorphie) (COMMON & WATERHOUSE, 1981), also nicht bei den Coenonymphini, Maniolini, Satyrini, Melanargiini und Dirini. In der *Ypthima* nahe stehenden Gattung *Xoïs* HEWITSON sind die gekielten Segmente ebenfalls vorhanden (COMMON & WATERHOUSE, 1981). Phylogenetisch bedeutsam ist das dorsale, thorakale Borstenfeld des L5-Stadiums. Diese Struktur wird hier erstmals beschrieben und konnte von mir in anderen Satyridengruppen, nämlich Coenonymphini, Maniolini, Erebiini, Satyrini, Melanargiini und Lethini, bisher nicht festgestellt werden, so daß es sich hierbei um eine Autapomorphie der Ypthimini wenn nicht sogar nur der Gattung *Ypthima* handelt. Erwähnenswert ist auch das in einer Hautfalte halb versenkte Thorakalstigma der Raupe, das sowohl bei *Erebia* als auch bei *Proterebia* frei liegt und flach aufsitzt, während es in anderen Gattungen, z.B. *Maniola*, gestielt sein kann.

Die vorliegende Arbeit soll unter anderem auch zur Klärung der systematischen Stellung der Gattung *Proterebia* ROOS & ARNSCHIED beitragen. Folgende Punkte haben sich ergeben : *Proterebia* weist keine der beiden oben genannten Apomorphien der Gattung *Ypthima* auf. Weitere differenzierende Merkmale gegenüber *Ypthima* sind : (1) Das Fehlen von Kopfhörnern. (2) Speziell geformte larvale Borsten. (3) Der intermediäre Puppentyp.

(4) Das frei liegende larvale Thorakalstigma. (5) Identische Länge homologer Borsten im L1-Stadium (ROOS *et al.*, 1984).

Auch das Verhalten der Raupen liefert Unterscheidungsmerkmale. Die in Abb. 2 dargestellte Schreckstellung der *pandocus*-Raupe zeigen weder die Raupen der Gattung *Proterebia* noch die der *Erebia*. Gleiches Verhalten konnte ich aber bei verschiedenen Maniolini-Gattungen, nämlich *Maniola*, *Hyponephele* und *Pyronia* feststellen.

Der Verlauf der Puppen-Flügeltracheen hat sich bei den Pieriden als gattungsdifferenzierendes Merkmal herausgestellt (YATA, 1980, 1981). Innerhalb der Satyrinae scheint das Verlaufsmuster nicht bedeutend von dem der Gattung *Ypthima* (Abb. 15) abzuweichen. So ergeben sich kaum Unterschiede zu verschiedenen Genera der Maniolini, Satyrini und Erebiini, wohl aber zu Arten der Unterfamilie Elymniinae (Roos, unveröffentlicht).

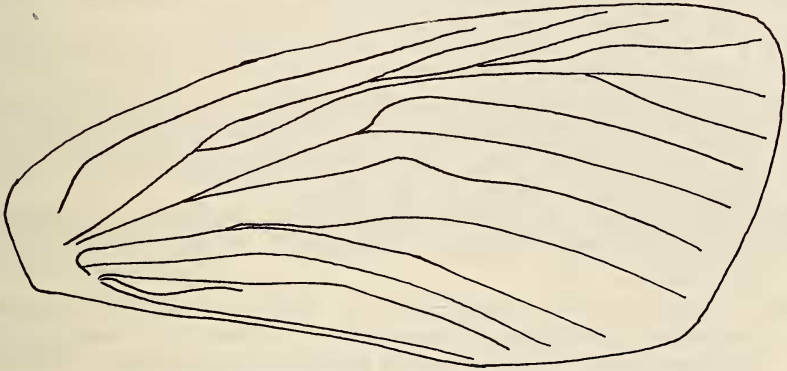


Abb. 15. Pupale Tracheen des Vorderflügels von *Y. pandocus*.

Aufgrund der vorliegenden Daten ist zu vermuten, daß die Gattung *Proterebia* nicht in die nähere Verwandtschaft der Ypthimini gehört. Es muß allerdings geklärt werden, inwieweit die präimaginalen Merkmale der Gattung *Ypthima* auch Tribus-spezifisch sind. Hierzu wird unbedingt Zuchtmaterial aus den paläarktischen Gattungen *Callerebia*, *Paralasa* etc. und den zahlreichen afrotropischen Gattungen wie z.B. *Stygionympha* und *Strabena* benötigt. Erste Ergebnisse liegen bereits vor (Roos, in Vorbereitung).

Literatur

- CHAPMAN, T. A. (1898). A review of the genus *Erebia*, based on an examination of the male appendages. *Trans. ent. Soc. London*, 1898 : 209-239.
- COMMON, I. F. B. & WATERHOUSE, D. F. (1981). *Butterflies of Australia*. Angus & Robertson publishers, London, Sydney, Melbourne, Singapore, Manila.

- ELWES, H. J. (1889). Notes on the genus *Erebia*. *Trans. ent. Soc. London*, 1889 : 317-342.
- ELWES, H. J. (1898). A revision of the genus *Erebia*. *Trans. ent. Soc. London*, 1898 : 169-207.
- GREEN, E. E. (1910). Life-history of a common Ceylon butterfly. *Spolia zeylan.*, 7 : 51-53.
- HESSELBARTH, G. (1983). Beitrag zur Biologie von *Ypthima asterope* KLUG (Lepidoptera : Satyridae). *Nachr. ent. Ver. Apollo (N.F.)*, 4 : 7-14.
- JOHNSTON, G. & JOHNSTON, B. (1980). This is Hong Kong : Butterflies. Hong Kong.
- MARTIN, L. (1895). Verzeichnis der in Nordost-Sumatra gefangenen Rhopaloceren. *Dt. ent. Z. Iris*, 8 : 229-264.
- MILLER, L. D. (1968). The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Mem. Am. Ent. Soc.*, 24 : 1-174.
- PIEPERS, M. C. & SNELLEN, P. C. T. (1913). The Rhopalocera of Java. Bd. 3, Danaidae, Satyridae, Ragadidae, Elymniadae. The Hague.
- ROOS, P. (1977). Die Präimaginalstadien der Satyriden. 1. *Pararge aegeria* LINNÉ (Lep., Satyridae). *Dortm. Beitr. Landesk.*, 11 : 25-34.
- ROOS, P. (1978). Die Präimaginalstadien der Satyriden. 3. *Lasiommata megera* LINNÉ. *Dortm. Beitr. Landesk.*, 12 : 115-122.
- ROOS, P. (1979). Die Präimaginalstadien der Satyriden. 4. Vergleichende Merkmalsanalyse der Präimaginalstadien von *Lasiommata petropolitana* FABRICIUS und *Lasiommata megera bayer*. *Ent.*, 28 : 110-118.
- ROOS, P. & ARNSCHEID, W. (1980). Die systematische Stellung von *Erebia phegea* (Borkhausen, 1788). Beiträge zur Kenntnis der Erebien, XII. *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, 70 : 1-14.
- ROOS, P., ARNSCHEID, W., STANGELMAIER, G. & BEIL, B. (1984). Präimaginale Merkmale in der Gattung *Proterebia* ROOS & ARNSCHEID : Beweise für die phylogenetische Distanz zur Gattung *Erebia* DALMAN (Satyridae). *Nota lepid.*, 7 : 361-374.
- SEITZ, A. (1909). Die Großschmetterlinge der Erde, Bd. 1, Rhopalocera palaeartica. Stuttgart.
- SEVASTOPULO, D. G. (1940). The early stages of Indian Lepidoptera. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 42 : 38-44.
- SHIROZU, T. & HARA, A. (1974). Early stages of Japanese butterflies in colour. Vol. I. Osaka.
- YATA, O. (1980). The pupal wing tracheation as a systematic character in the family Pieridae. XVI Int. Congr. Entomology, Kyoto, Abstracts, p. 31.
- YATA, O. (1981). Comparative morphology of the pupal forewing tracheation in some Japanese species of the family Pieridae (Lepidoptera). *Kontyû*, 49 : 245-257.